

蝶と蛾 *Tyô to Ga* **45** (1): 47-58, March 1994

## 鱗翅目鱗粉のミクロ構造と系統的進化 (1)

新川 勉

261 千葉市美浜区若葉 2-11 放送大学生物学研究室

### Evolution of micro surface structure on Lepidopteran scale

Tsutomu SHINKAWA

Biological Laboratory, The University of the Air, Wakaba 2-11, Mihama-ku, Chiba, 261 Japan

**Abstract** This is a comparative study of micro surface structure of wing scale in Order Lepidoptera. The structure is a phylogenically traceable mark in the wing of a species. The relative phylogenical relationship of three genera of Papilionidae and all Lepidoptera is discussed.

**Key words** Lepidoptera, scale evolution, scale arrangement, scale surface structure, cuticle projection, growth-line structure.

### はじめに

これまで鱗翅目の鱗粉についてミクロな形態構造とその配列について研究を進め、断片的な論文や当学会での発表をしてきたが、ここに総括することにした。おびただしい数の標本を犠牲にした甲斐もあってか、数々の新知見や規則性を見いだすことができ、特に鱗粉の表面構造については系統発生を知り得る一連の形態を見いだすことができた。即ち、鱗翅目の全ての鱗粉は毛の変化したもので、その形態は一元的であるとも言える。鱗粉の構造は鱗翅目として鱗粉を獲得して進化してきた現在までの経過を示し、そこにこの目の基本的な系統的進化の痕跡を見いだすことができる。本論文では鱗粉のミクロ構造について、一部名称を成虫発生過程上の意味のあるものに改めた。また新しい名称を使用したものも多い。本研究においては、広範囲の鱗翅目の種について、その翅の表面構造を SEM (走査型電子顕微鏡) を使用して比較し、広範囲の種類のもをを検討するなかで構造の形成過程や方向が把握できた。本研究においては、統計上有意なものを抽出したと言うようなものではなく、例外はないと言う素晴らしい規則性が見いだされたので、あえて確率的な記述はしなかった。

### 毛の構造 (Fig. 1)

毛の発生過程と構造は鱗粉の基本的な発生と構造でもある。Fig. 1-A1 のように成虫体形成時に 1 セットとして cuticle で形成される萼のような形態の連続したものを従来縦条 (costulae) と記されているが、この形態の発生過程と意味があまりにも隔たっており、かつ鱗粉進化上重要な構造であるので、鱗粉上皮突起 (scale cuticle projection, Fig. 1-B2) またその連続したものを上皮突起列と呼ぶことにする。この上皮突起一組の積み重ね (Fig. 1-A1) が毛の基本的な構造である。毛の先端部は勿論上皮突起で終る。上皮突起は同列 (縦列, 横列) に形成される。隣接する 4 個の上皮突起の間には亀裂を生じ (Fig. 1-B1), それらが構造化される。この構造は進化上重要な形質であり、特に分類形質として重要なので、この部分を成長線構造 (growth line structure, Fig. 1-B1) と呼ぶことにする。この上皮突起列と成長線構造が織り成す構造が、毛そして鱗粉の全ての表面構造である。

### 毛より鱗粉へ (Figs 4-6)

鱗翅目の一部を除いては、鱗粉は斑紋としての同種の相互認識、翅の生理的機構の一部としてなくてはならない重要な構造である。それらが全て、毛より分化発展した形態であり、すべての鱗粉において構

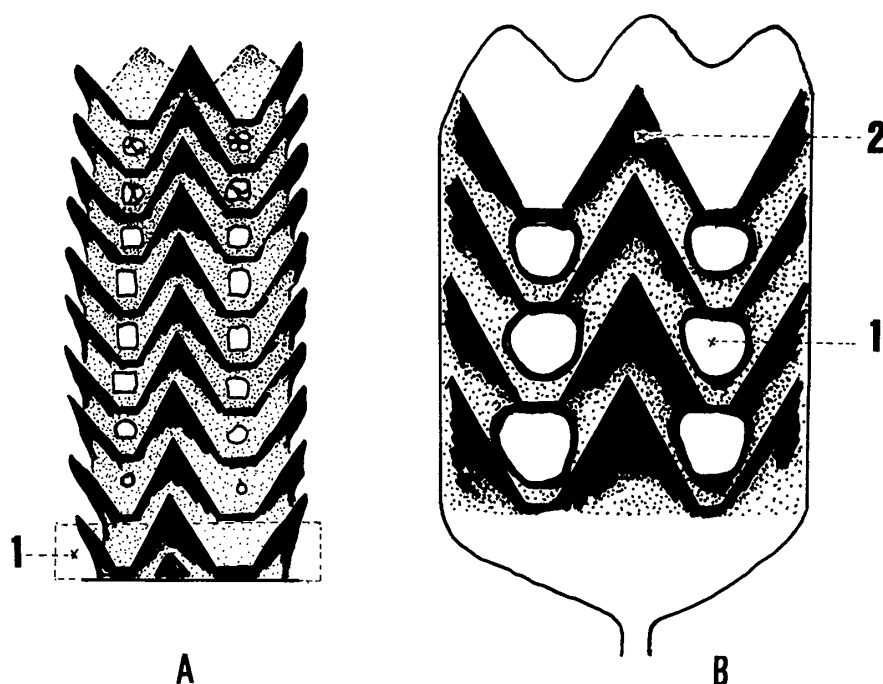


Fig. 1. A: 毛の模式図 (1: これを1ユニットとし, その上に同じようなユニットが成長するというくり返して毛は形成される. その飛び出している外皮を, 鱗粉上皮突起 (新称) とする), B: 鱗粉上皮突起列の上下の間でできる隙間で, 構造化が起こる. これを鱗粉成長線構造 (新称) と呼ぶ (1: 上下2個の上皮突起と成長線構造でできた空間で構造化する. 2: 上皮突起構造).

造的な痕跡を追跡できる. 毛は表裏区別のない (Figs 4-6) もので, 概略円筒形である. 鱗粉は毛の鱗粉上皮突起縦列の一部 (翅表皮面側) が伸長拡大したものであり, 上皮突起や成長線構造は全て表側に現れ, 裏面は殆ど構造を持たない偏平な面 (Fig. 31) となり, 表裏の区別が明確である. 多くは幅 50-60  $\mu\text{m}$ , 長さ 100-150  $\mu\text{m}$ , 奥行き 0.5  $\mu\text{m}$  程の偏平な袋状 (正確には一個の袋ではなく二個の偏平な袋を外縁部で接着させたもの) をしている. 即ち, 表裏の区別できないものを毛, 表裏の区別できるものを鱗粉と定義できる. 以後はこの定義に基づいて記述する. 鱗翅目においては毛では斑紋は形成できない (Fig. 32). また鱗粉でも先端部が1-2個の細い突起で細長いものや矮小化したものは斑紋を形成できない (Figs 25, 30). 蛾類 (Fig. 28) においても鱗粉が特殊進化しているものが多く (夜行性蛾), これらも多くの場合曖昧で大雑把な斑紋しか形成できない. 鱗粉の形態と表面構造は鱗翅目の斑紋と密接に関係しているので, これを抜きにしては斑紋を正しく把握することはできないと考える.

#### 毛・鱗粉の配列 (Figs 2, 3A, B, 29)

配列については大きな五つの法則が成立することが確認された.

- (A) 斑紋と鱗粉配列は無関係である.
- (B) 毛はランダムに位置し, 規則性はなく斑紋は形成できない.
- (C) 鱗粉の配列は全て胸部を中心とする同心円上に位置する方向に進化する.
- (D) 毛と鱗粉の位置, 配列は互いに独立している.
- (E) 翅表皮に色素突起や乱突起構造を持つグループにおいては, 色素突起・乱突起構造の発達と, その部分にある鱗粉とは反比例の関係で鱗粉が退化する.

(A) については斑紋に付随した鱗粉配列など例外的なものは見いだすことはできなかった. より具体的に話を進めるならば, 同心円配列に近い斑紋列 (個々の鱗粉配列ではない) は多くの鱗翅目の斑紋に見ることができる. しかし同心円上に並ばない斑紋列もまた数多い. 例えば, ウラギンシジミ (*Curetis acuta*) とイシガケチョウ (*Cyrestis thyodamas*) は斑紋としては表裏とも曖昧さと複雑さが特徴である

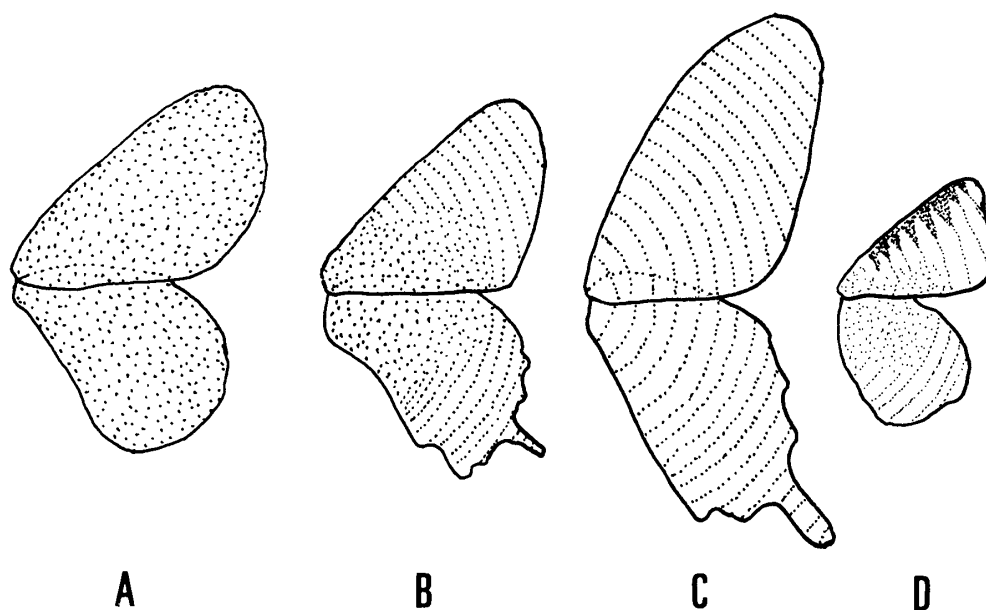


Fig. 2. A: ランダムな鱗粉配列. B: 外縁部より中室端まで, 胸部に対して同心円状に配列. C: 胸部に対し同心円状に通常鱗粉が配列. D: セセリチョウ (Hesperiidae) 等の前縁部集団列の例. 多くの場合中室以内はランダム配列.

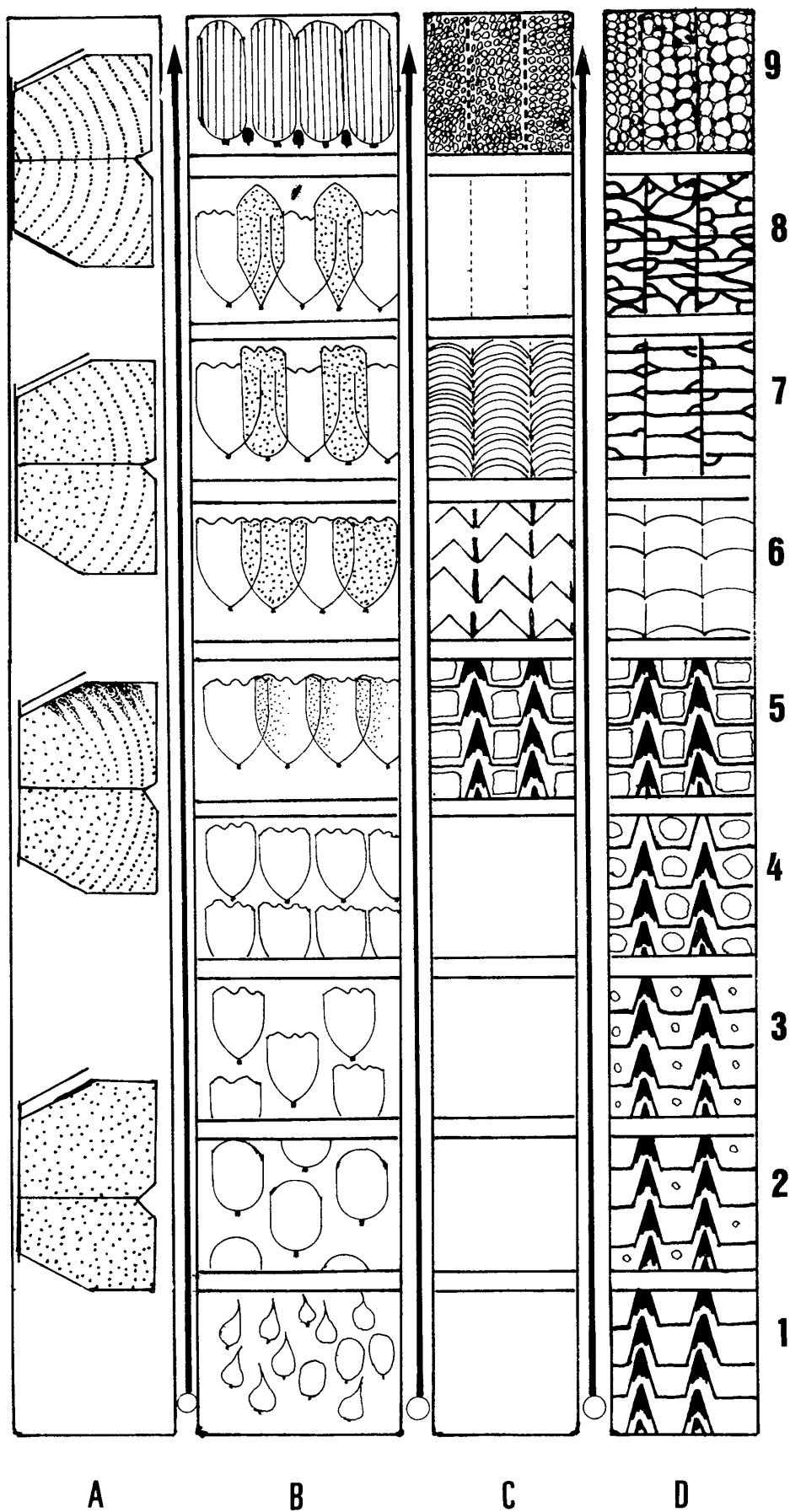
が, 鱗粉配列は同じで全て同心円状に配列する.

(B) 毛は規則性のある配列はなくランダム (通常鱗粉が退化して毛の形をとる場合を除く) であり, 毛だけでは斑紋は形成できない. 例えば, 南米のスカンジャノメ (*Cithaerias* 属, Fig. 32) の類は後翅亜外縁に眼状紋などがある. 全体は毛に覆われているが, 眼状紋や斑紋だけは普通の鱗粉で形成されている. また *Parnassius* 属では斑紋部分だけ先端部の丸い鱗粉 (Fig. 30, *P. apollo* の赤い眼状紋) であり, その他は先端部の鋭角な毛に近い形態の鱗粉である. このように斑紋は毛やそれに近い形態のものでは形成できない.

(C) 鱗粉の配列 (Figs 2, 3A, B, 29) は胸部を中心にする同心円上に配列 (集団列 Fig. 33, 複数列, 単列の一部を経過するものもあるが, 多くの場合ランダムより直接一列化する) する方向に全てが向いていると解釈できる. 別な方向や斑紋に依存するような方向に配列する例外的なものは発見できなかった. 同心円形成の初期には外縁部より配列が起り基部に向かって配列が進行すると思われる. 外縁部に近い部分のみ配列している種 (Fig. 2-B) にギフチョウ属 (*Leuhdorfia*) やホソオチョウ属 (*Sercinus*) などがある. この配列は cover-scale, basal-scale (Fig. 3) の成立と関係してくる. Cover-scale の成立過程は具体的に記述されたものではなく, Fig. 3B に示した過程で形成されるものと思われ, これについては次報 (2) で詳しくふれたい. 勿論毛や外縁毛, 特殊進化した鱗粉では cover-scale は形成されない. また斑紋形成には色々な過程でこの cover-scale が関与する場合が多い. Basal-scale は鱗翅目全体から見ると cover-scale に比較して進化は遅く, 科の段階で安定しているようである. Cover-scale と斑紋形成は深い関係 (Figs 16-21, 23, 24) があると述べたが, 種ごとに cover-scale の構造が違うもの (Figs 23, 24) もあり興味深い. それらについても次報でまとめた.

(D) 毛と鱗粉の配列は独立しており, 位置や配列においては互いに影響することはない. 翅の基部の剛毛, 性標などにある剛毛, 感覚毛, 翅の外縁部を形成する外縁毛, 一部の香鱗などは鱗粉配列と無関係に位置する.

(E) 斑紋形成にどのような鱗粉構造が関与しているかについては次報において詳しく触れるが, 大部分の鱗翅目の色素は鱗粉にある. しかし一部の属においては翅の表皮に色素突起を形成して色素を含むもの (*Graphium* 属, *Metaporia* 属, *Euchromia* 属 [Arctiidae]) (Fig. 26) や, 同様に表皮に複雑な乱突



起構造 (Fig. 27) を持つことにより光の乱反射, 即ちスリガラス効果による斑紋形成がある (*Parantica* 属など). これらの構造と鱗粉の間には反比例のような相関関係がある. 即ち色素突起構造, 乱突起構造などが発達すると鱗粉は退化 (*Metamorpha* 属では矮小化) する. 一方色素突起構造や乱突起構造が形成されなかったり (突然変異等による変異) 未発達の場合には, 退化すべき鱗粉が正常鱗粉として発達する. その結果, *Graphium* 属などでは黒化型 (プリミティブな色) となる. これらは一種の先祖帰りのような突然変異形態であろう. 例えば, ミイロタイマイ (*Graphium weskei*) 等においても黒に近い色になる. *Graphium* 属においては (色素突起を形成する種のみ) いろいろな種においてこの異常が報告されている.

#### 鱗粉の進化 (Fig. 3B, C, D)

鱗粉はどのように進化してきたのか, 多くの種類の鱗粉の表面構造を比較, 整理して知り得たところでは, それは全て上皮突起列, 成長線構造の変形, 多様化などである. そしてこれらの構造は連続的で, 特に重要なことはこれらの構造が系統発生的に鱗粉に刻まれ, 進化の進んだ種は祖先種の形質と新形質をあわせ持つことである. 具体的に述べると, 鱗翅類では一個体に感覚毛, 毛, 外縁毛 翅脈上の鱗粉, そして通常鱗粉が大まかに区別できる. これらの構造は通常鱗粉において最上位の形態を示し, その次が翅脈上の鱗粉, そして外縁毛, 毛, 感覚毛の順で構造が異なる. それらの構造は先に述べた違いを示し (毛の構造, 鱗粉の構造, そしてそれらの配列, 参照) 感覚毛や毛が最下位のプリミティブな構造を示す. 即ち, 一個体の翅に連続的な進化の痕跡を明記しているように思われその結果, 進化のグレイドは通常鱗粉の構造進化の程度で示すことができる.

Fig. 3 は A: 配列の進化, B: basal-scale と cover-scale の形成過程と進化, C: cover-scale の特殊進化, D: 通常鱗粉の進化を模式的に示したものであるが, これらの形質は平行的に進み, 高度な色彩や正確な斑紋表現を構築する. これらの形質の関連性はこの研究をはじめから数年も経過してはじめて気付いたもので, 広範囲の種や属を徹底的に調べた結果でもある. またこの関連性は例外なく正確で, ある種の通常鱗粉構造は, その種の通常鱗粉構造とこれより単純な旧形質の鱗粉構造だけである. したがって最上位に進化した種においては全ての形質構造を包含している. 最下位と思われる種においては, 基本的な構造のみである (Fig. 3-A1, B1, D1). これは言い替えると次のように言うことができる. 即ち「鱗粉表面構造を比較することにより鱗粉上に系統発生的に進化の痕跡を見いだすことができる.」もしくは「鱗粉表面構造を見ることにより鱗翅目の系統的な進化を, 中間化石を明示しているように明確に示すことができる.」 Fig. 3D を参照されたい. 9つの構造を区別したが, 例えば3の位置にある構造を持つ種には3から以下の構造のみであり, それより上位の構造はその種の翅にはない. 7の位置のものは7以下の構造, 9の位置の構造を持つものはそのなかに全ての下位の構造をも持ち合わせている. 1の構造のものは基本的な構造のみであり, これを基本的な旧形質と見ることは容易である. このことは全ての翅には前に述べたように多くの種類の異なった鱗粉が生えているので, それらの形態構造を総括して比較する時にはっきりと見えてくる.

Fig. 3-D1 に位置する旧形質をもつと思われるグループ (*Parnassius* 属) においては鱗粉表面構造は成長線構造を欠き, 単純で鱗粉の翅での位置もランダムである. それは斑紋の不安定さ, 言い替えれば個体変異の幅が斑紋において著しく, 色の非多様性とともな雌雄認知に不利益である. なお旧形質をもつ

Fig. 3. A: 通常鱗粉の配列の進化, B: basal-scale と cover-scale の形成過程, B6 ではじめて cover-scale が見られる, B9 は cover-scale が全面を覆うために basal-scale は矮小化したもの (*Morpho* 属の一部), C: cover-scale の特殊進化, C9 は Fig. 9A と同じでザルモクシスオオアゲハ (*Iterus zalmoxis*), C8 はカラスアゲハ (*Papilio bianor*), ミドリジシミ (*Neozephyrus taxila*), *Surania sloanus* などの反射型の cover-scale. D: 本文にも詳しく記したが, D1 は *Parnassius* 属, D2 は *Baronia* 属, D3 は *Archon* 属, D4-5 はミクロレピをはじめ蛾類, D5-7 は *Lycaenidae*, *Nemeobiidae*, *Heliconiidae*, *Acraeidae*, *Amathusiidae*, *Morphidae*, *Brassolidae*, *Nymphalidae*, *Lycaenidae*, *Pieridae*, *Hesperiidae*, *Satyridae*, *Ithomiidae*, *Danaidae* など *Papilionidae* の3属をのぞく全ての属, D8-9 は前記3属をのぞく *Papilionidae* の属, 特に D8 は *Graphium* 属, *Pazala* 属, *Leufdorfia* 属等に見られる.

これらのグループにおいてはフェロモンに関する排出口や香鱗(発香鱗)は発見できない。進化したグループの鱗粉表面構造は複雑で鱗粉の配列も胸部に対して同心円状に配列する。そのことは斑紋と色のより正確な位置情報を伝達できる鍵ではなかろうか。高度に進化した鱗粉ではさまざまな色や構造による斑紋表現の多様化は奇形等を除いてより正確で、個体による斑紋の変異は最小である。進化は雄性フェロモンを含む行動の多様化をももたらし、同種認知をより正確に行うことができる。鱗翅目においては *Parnassius* 属が鱗粉表面構造において原始形質の「脱出」として理解できる。即ち、この属においては成長線構造は形成されず亀裂も生じない。メキシコアゲハ (*Baronia* 属) やムカシウスバアゲハ (*Archon* 属) は成長線構造に Figs 3-D2, D3 のように不規則な穴を形成する。夜行性の蛾 (Figs 3-D3, D4, D5) においてもこれに近いものがある。これらは *Parnassius* 属 (Fig. 3-D1) の次に位置する形質である。Fig. 3-D2 はメキシコアゲハ (*Baronia* 属) で鱗粉成長線構造は翅表面においては不規則な非常に小さい穴を形成する。また翅裏面においては次の *Archon* 属に近い穴を形成する。この段階に位置すると思われる種 (*Parnassius*, *Baronia*, *Archon* 各属など) の鱗粉は全てランダムに位置し、勿論 cover-scale 等は形成されない。これらの種においては斑紋の個体変異が多く、地理的変異と混同されることが多い。亜種の記載などにおいて他の進化した種の斑紋変異と同列の変異と解釈しては混乱を招きかねない。また各進化の段階で派生形質の共有は鮮明である。特異な派生形質を持つグループも多い。次回以降に具体的に触れるが、一例をあげるとシロチョウ科 (*Pieridae*) においては成長線構造部の他の如何なるグループにもない色素顆粒囊 (Fig. 22) を形成する。この色素顆粒囊も雌雄での発現の差や種類での大きさの差等がある。色素顆粒囊の原始的な種としてマルバネシロチョウ (*Pseudopontia paradoxa*)、ヒメシロチョウ (*Leptidea* 属) が *Pieridae* の原始形質と言える。通常鱗粉の最高位に進化しているグループとしてアゲハチョウ科 (*Papilionidae*) をあげることができる (Figs 3-D8, D9, 13-15, 19, 20)。先に記した 3 属 (*Parnassius* (Fig. 9), *Baronia* (Fig. 8), *Archon* (Fig. 7) 等の各属) はアゲハチョウ科 (*Papilionidae*) とあまりに格差があり、アゲハチョウ科 (*Papilionidae*) と認識すべき形質は鱗粉表面構造には全くなく、両極端に位置するものであり、この形質を無視することはできない。アゲハチョウ科 (*Papilionidae*) のいくつかの属では移行的な中間的構造を示すが (それらは全て Fig. 3-D7 の形態である)、その他は Figs 3-D8, D9 に示すようなまとまった形質を示す。則ち、成長線構造が形成する形は複雑で、上皮突起縦列の間で網目模様が 3 列に並ぶ。ザルモクシスオオアゲハ (*Iterus zalmoxis*) (Fig. 19) の cover-scale はこの網目模様が高度に分化したものである。ウスバシロチョウ (Fig. 7) とザルモクシスオオアゲハ (Fig. 19) の差はあまりにも大きい。他のグループにおいてはこのような大きな格差は見出せないの以上記 3 属の分類学的位置について問題提起してみたい。

## まとめ

鱗翅類の毛や鱗粉は一つのまとまった方向に向かって進化を進め、その形態と構造は連続的で、構造の多様化や複雑化として翅にその痕跡を残す。言い替えると、鱗粉の構造は鱗翅類の翅の鱗粉獲得以来の進化を系統発生的に示す。鱗粉の構造が示す祖先型的な構造から、進化した構造までを的確に見ることのできる形質は、他のもろもろの形質を基盤とした系統論より、具体的で、実証的であり観念論でないことを記し、次回 (2), (3) でより具体的に解説を進めたい。

## 謝 辞

この研究は 1980 年頃より進めているので、多くの方々にご指導、ご助言、ご協力をいただいた。特に放送大学において野田春彦東大名誉教授 (現創価大学教授)、毛利秀雄東大名誉教授 (現放送大学副学長)、菊山宗弘放送大学助教授にはあらゆる面においてご指導、ご配慮を仰いだ。ここに厚く感謝の意を表したい。毛利敏子氏、高橋真弓氏、木暮 翠氏、牧林 功氏、井上 尚氏、松井安俊氏、常盤 徹氏には多々ご助言を頂いた。阿江茂南山大学教授には雑交個体標本、小岩屋敏氏、森中定治氏、岩本吉也氏、阿部勝次氏、小早川嘉氏、青山 慎氏、石塚祺法氏、広畑政巳氏、稲岡 茂氏、脇 一郎氏、吉田真日出氏、根塚幹雄氏、田島 茂氏、津久井不二雄氏、曹 修榮氏、その他タカオゼミの諸氏には標本のご提供やご協力を頂いた。ここに深く感謝の意を表したい。

## 参考文献

- 青木俊明, 他, 1982. 東南アジア島嶼の蝶 3. 500 pp. (113 pls). プラバック, 東京.
- 藤岡知夫, 1975. 日本産蝶類大図鑑. 講談社, 東京.
- 井上 寛, 他, 1982. 日本産蛾類大図鑑. 講談社, 東京.
- 五十嵐邁, 1978. 世界のアゲハチョウ. 218 pp., 102 pls. 講談社, 東京.
- 川副昭人, 若林守男, 1976. 原色日本蝶類図鑑 (全改訂新版). 422 pp., 71 pls. 保育社, 大阪.
- Nijhout, H. F., 1980. Pattern formation on lepidopteran wings: determination of an eyespot. *Devl Biol.* (80): 267-274.
- , 1980. Ontogeny of the color patterns on the wing of *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Devl Biol.* (80): 275-288.
- , 1991. *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington & London, Smithsonian Institution Press.
- Paul Smart (著), 三枝豊平, 他 (訳), 1978. 蝶の百科. 秀潤社, 東京.
- 柴谷篤弘, 1981. 鱗翅目の翅の斑紋・構造異常の研究指針. やどりが (103/104): 1-10.
- , 1984. チョウの異常型はどのようにしてできるか. 月刊むし (159): 8-16.
- Smith, D.S., 1968. *Insect Cells*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- 新川 勉, 1988. 翅のミクロ形態より見たアゲハチョウ科. 東京大学教養学部自然科学博物館ニュース (4): 18-25.
- , 1991. *Luehdorfia* 属種間関係の考察. 昆虫と自然 26(4): 11-20.
- 塚田悦造, 他, 1980. 東南アジア島嶼の蝶 1. 458 pp. (166 pls). プラバック, 東京.
- 塚田悦造, 1985. 東南アジア島嶼の蝶 4. 558 pp. (157 pls). プラバック, 東京.
- Downey, J. C., 1975. Wing-scale morphology and nomenclature. *Bull. Allyn Mus.* 31: 1-32.
- 矢田 脩, 他, 1981. 東南アジア島嶼の蝶 2. 628 pp. (162 pls). プラバック, 東京.
- Yoshida, A. and T. Shinkawa, 1983. Periodical arrangement of scale on lepidopteran (Butterfly and Moth) wings. *Proc. Japan Acad.* 59 (B): 236-239.
- Yoshida, A. and K. Aoki, 1989. Scale arrangement pattern in a lepidopteran wing. 1. Periodic cellular pattern in the pupal wing of *Pieris rapae*. *Dev. Growth Differ.* 31: 601-609.

## Summary

A comparative study was made on the surface structure of scale and the arrangement of scales on the wing surface of Lepidoptera using a number of specimens. From the observation of the surface structure of scale by a SEM (scanning electron microscope), it was confirmed that the structure develops from the hair and that the process of evolution can be continuously traced for all Lepidoptera. The latter is the evolution of a structure formed by scale cuticle projection and growth line structure as shown in Fig. 1-B.

The wing surface of Lepidoptera can be roughly classified into sense hair, hair, external edge hair, scale on veins and ordinary scale but the surface structure is more complicated step by step. The hair is the most primitive type which is the accumulation of a portion formed at once as shown in Fig. 1-A1. The scale develops from an expanded and enlarged portion of the vertical column cuticle projection of the hair and it can be clearly distinguished from the hair because the surface structure is shown only on the surface of scale, not on the reverse side surface.

Five laws are deduced from the arrangement of hairs and scales on the wing surface.

- 1: There is no relationship between the color-pattern and the arrangement of scales on the wing surface.
- 2: The hairs are randomly positioned without any regularity and do not contribute formation of the color pattern.
- 3: The arrangement of scales evolves in the concentric circles direction centering on the thorax.

4: The position and the arrangement of hairs and scales are independent of each other.

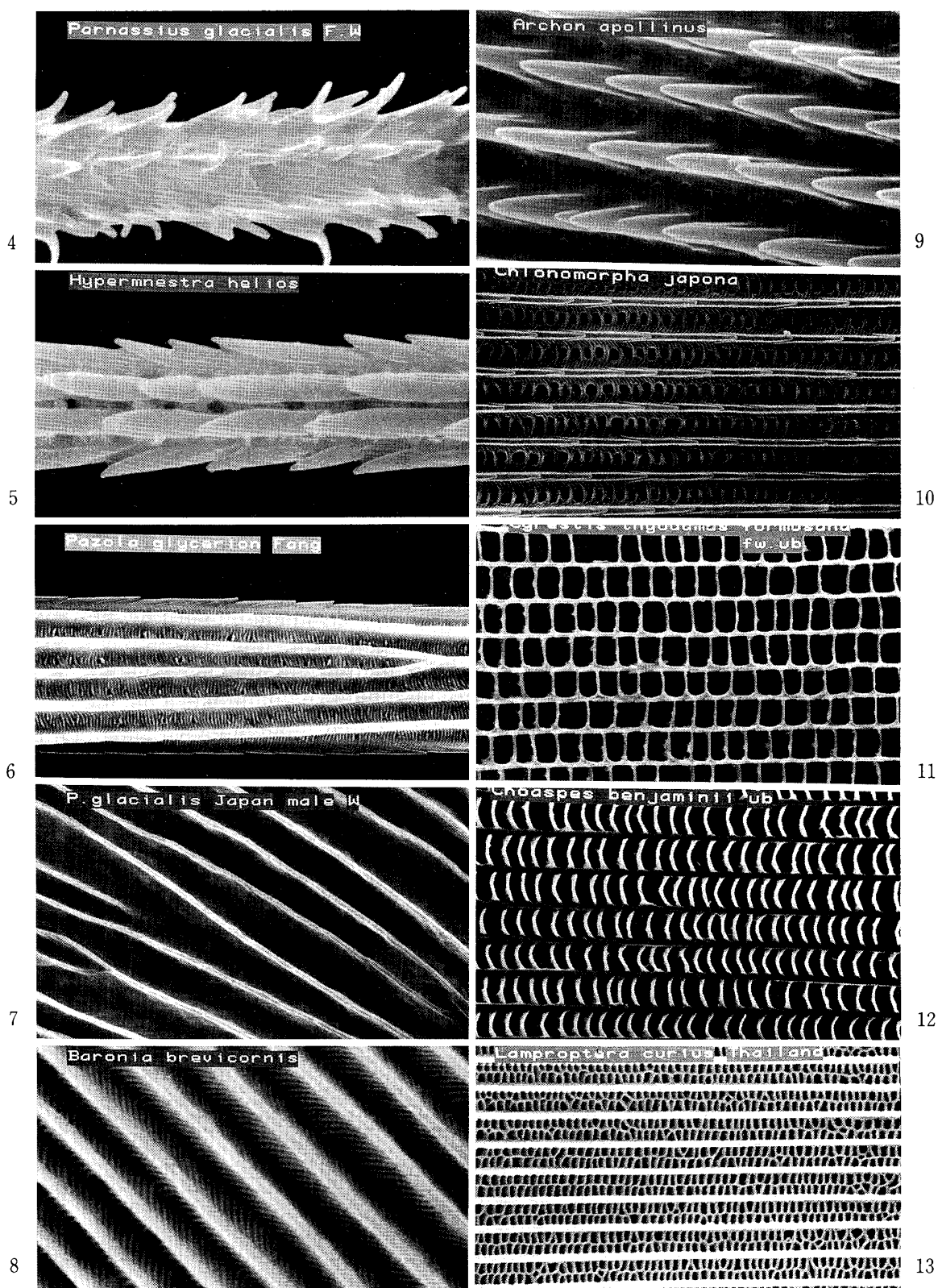
5: In the group which has pigment projections or random projection structures on the wing surface, the development of pigment projection and random projection structure is reversely proportional to the development of scale in that portion: as the structures develop, the scale degenerates.

In the law No. 2, the color-pattern is usually based on the arrangement of ordinary scales even if the whole body is covered with hairs. If a moth has a translucent window the external edge of the window is usually made of ordinary scales. In the law No. 5, the pigment projection structure is found in the genera *Graphium*, *Metaporia* and *Euchromia* (Arctiidae). The random projection structure is found in the genus *Parantica* (Danaiidae).

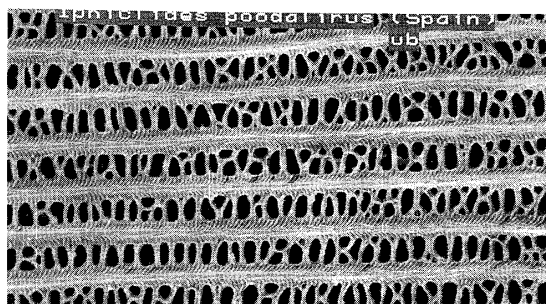
The surface structure of scale is a deformation or multiplication of cuticle structure and growth line structure. These structures are phylogenically traceable mark in scales. The structure of the hair is most primitive and the surface structures of ordinary scales in all Lepidoptera are illustrated in Figs 3B, C, D. Among them B indicates the formation of basal scale and cover scale. C illustrates the evolution of cover scale and D shows the evolution of basal scale. The most primitive type is shown in Figs 3-A1, B1 and D1. This corresponds to the genus *Parnassius*, followed by the next type which corresponds to the genus *Baronia* as shown in Fig. 3-D2. Then, it is followed by genus *Archon* (Fig. 3-D3). Other Papilionidae are positioned at D8 and D9 in Fig. 3. The surface structure of scales in the above-mentioned three genera are far from those of other Papilionidae and thus is inconsistent with the traditional classification. Species which correspond to Fig. 3-D1 have only the hair instead of the ordinary scale. For example, the species of Fig. 3-D6 have the structure type of ordinary scale from D6 or lower and do not have the structure above D7. The species shown in Fig. 3-D9 include all structures and are positioned at the highest level of scale evolution. The wing of Lepidoptera shows phylogenical history of the surface structure of scale. This is closely related to the arrangement of scale and the development and formation of cover-scale. The arrangement evolves from random arrangement (individual variation of color pattern is abundant, but not geographical variation), to the arrangement on the around of external edge or multiple line arrangement and finally to the concentric circles a line arrangement centering on the thorax (individual variation of color patterns is very rare) without exception. This theme will be discussed in more detail in the following papers.

(Accepted June 28, 1993)

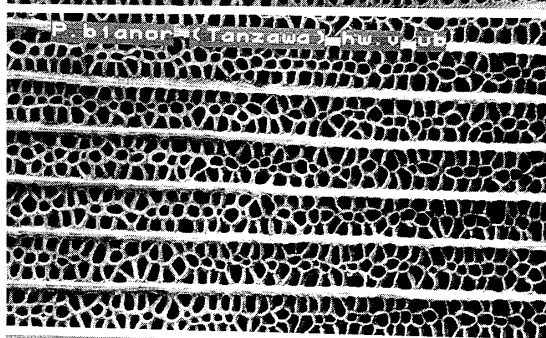




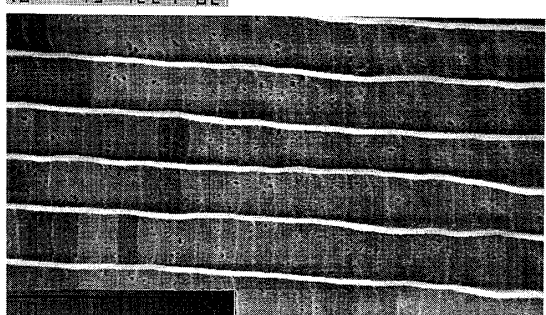
14



15



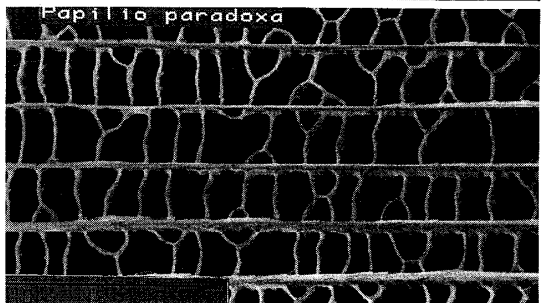
16



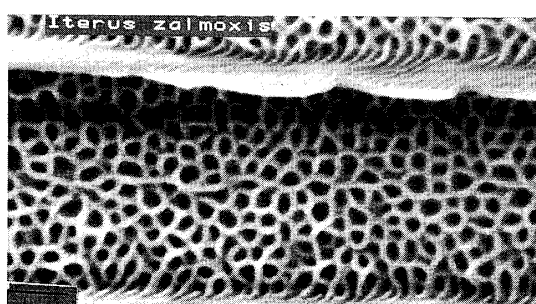
17



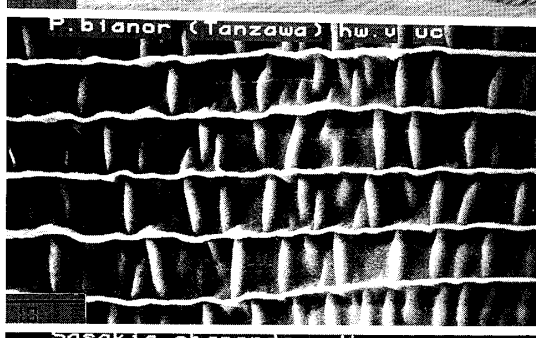
18



19



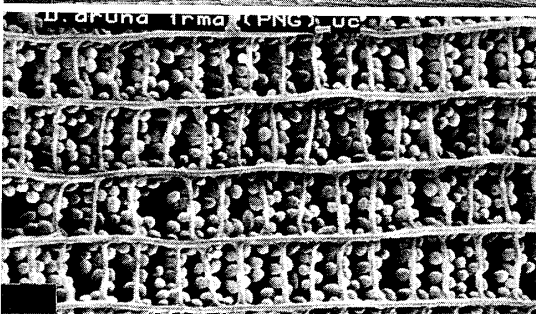
20



21



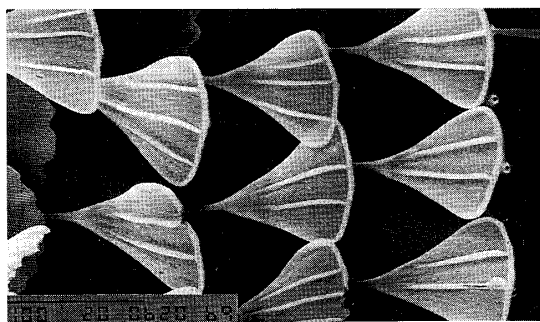
22



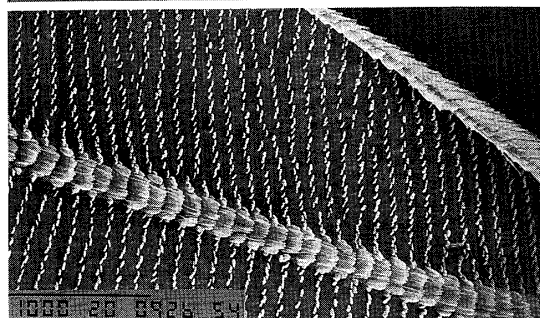
23



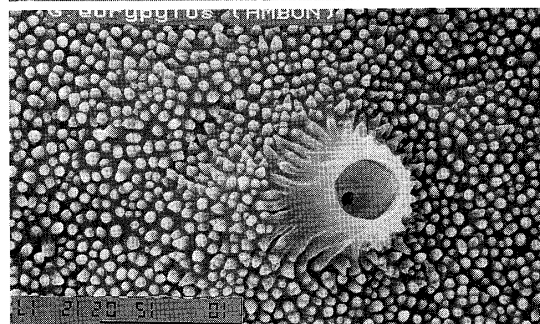
24



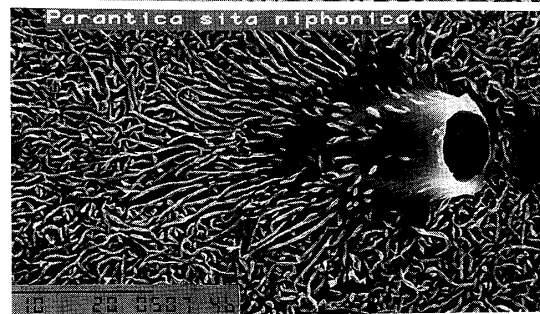
25



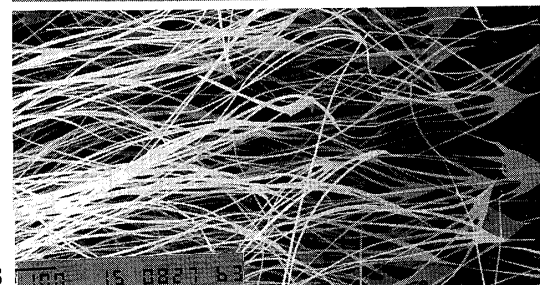
26



27



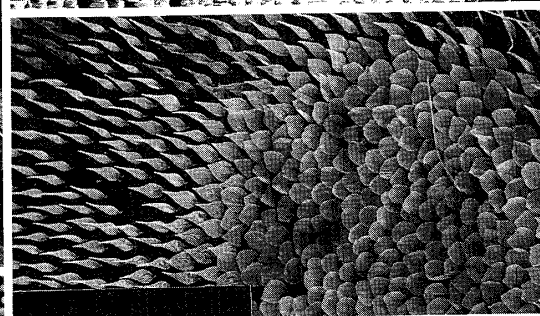
28



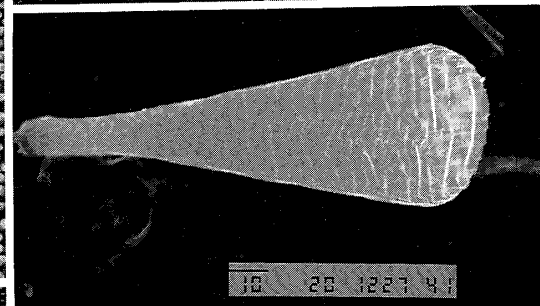
29



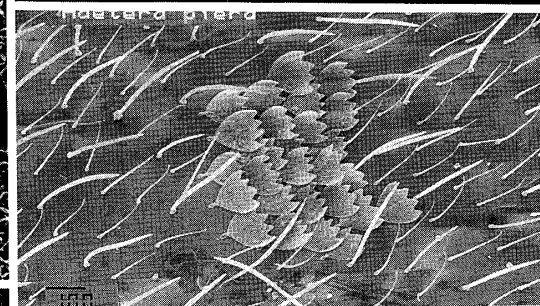
30



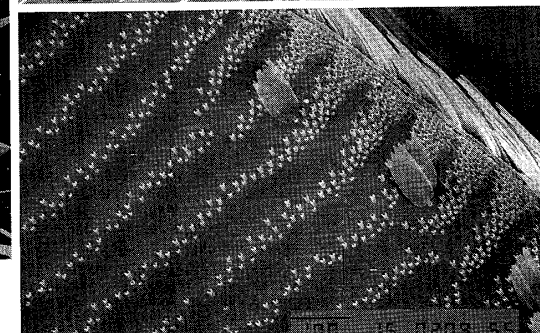
31



32



33



## [Figs 4-33 説明]

- Fig. 4. *Parnassius* 属の毛.  
 Fig. 5. イランアゲハ (*Hypermnestra helios*) の毛.  
 Fig. 6. *Pazala* 属の毛.  
 Fig. 7. ウスバンロチョウ (*Parnassius glacialis*) の通常鱗粉.  
 Fig. 8. メキシコアゲハ (*Baronia brevicornis*). 白い部分が凸部, 凹部の黒色部に不透明な穴.  
 Fig. 9. ムカシウスバアゲハ (*Archon apollinus*), の小さな穴.  
 Fig. 10. トラガ (*Chelonomorpha japana*) (Figs 10-15 は basal-scales).  
 Fig. 11. イシガケチョウ (*Cyrestis thyodamas*).  
 Fig. 12. アオバセセリ (*Choaspes benjaminii*).  
 Fig. 13. スソビキアゲハ (*Lamproptera curius*).  
 Fig. 14. ヨーロッパタイマイ (*Iphiclides podalirus*).  
 Fig. 15. カラスアゲハ (*Papilio bianor*).  
 Fig. 16. キリシマミドリシジミ (*Chrysozephyrus ataxus kirisimaensis*) の cover-scale.  
 Fig. 17. ジャノメチョウ (*Minois dryas*) の cover-scale.  
 Fig. 18. パラドクサマネシアゲハ (*Chilasa paradoxa*) の cover-scale.  
 Fig. 19. ザルモクシスオオアゲハ (*Iterus zalmoxis*) の cover-scale.  
 Fig. 20. カラスアゲハ (*Papilio bianor*) の cover-scale.  
 Fig. 21. オオムラサキ (*Sasakia charonda*) の cover-scale で回折格子部 (紫色).  
 Fig. 22. シロチョウ科の色素顆粒囊, アルーナデリアス (*Delias aruna*).  
 Fig. 23. *Morpho rhetes* の回折格子, cover-scale と矮小化した basal-scale.  
 Fig. 24. ヨシノタイマイ (*Graphium macfarlanei*) の cover-scale.  
 Fig. 25. スカシシジミタテハ (*Chorinea batesii*) の前翅が矮小化したもの (通常鱗粉).  
 Fig. 26. *Graphium* 属の翅表皮の色素突起.  
 Fig. 27. アサギマダラ (*Parantica sita*) の浅黄色部の乱反射構造.  
 Fig. 28. ウスタビガ (*Phodina fugax*) の特殊進化した通常鱗粉.  
 Fig. 29. アカマダラシロチョウ (*Delias harpalyce*), 通常鱗粉の同心円状配列.  
 Fig. 30. アポロウスバンロチョウ (*Parnassius apollo*), 赤色眼状紋だけが先端の丸い鱗粉, 先端の尖った (毛に近い) 鱗粉では斑紋は形成できない.  
 Fig. 31. *Eurema arbela* の cover-scale の裏面で, 構造はない.  
 Fig. 32. スカンジャノメ (*Cithaerias esmeralda*) の青い斑紋を形成する鱗粉, 他は全て毛で斑紋は形成できない.  
 Fig. 33. セセリチョウ科 (Hesperiidae) の前翅前縁部の集団列.